

**Trialelo: Método para
Determinação da Epistasia**

$$\bar{P}_1 = m + [d] + [i]$$

$$\bar{P}_2 = m - [d] + [i]$$

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2} [h] + \frac{1}{4} [l]$$

$$\bar{F}_3 = m + \frac{1}{4} [h] + \frac{1}{16} [l]$$

$$\bar{P}_1 = m + [d] + [i]$$

$$\bar{P}_2 = m - [d] + [i]$$

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2} [h] + \frac{1}{4} [l]$$

$$\bar{F}_3 = m + \frac{1}{4} [h] + \frac{1}{16} [l]$$

República Federativa do Brasil

Luiz Inácio Lula da Silva
Presidente

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Roberto Rodrigues
Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Conselho de Administração

Luis Carlos Guedes Pinto
Presidente

Silvio Crestana
Vice-Presidente

Alexandre Kalil Pires

Hélio Tollini

Ernesto Paterniani

Cláudia Assunção dos Santos Viegas

Membros

Diretoria Executiva da Embrapa

Silvio Crestana
Diretor-Presidente

Tatiana Deane de Abreu Sá

José Geraldo Eugênio de França

Kepler Euclides Filho

Diretores Executivos

Embrapa Algodão

Robério Ferreira dos Santos
Chefe Geral

Luiz Paulo de Carvalho
Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

Maria Auxiliadora Lemos Barros
Chefe Adjunto de Administração

José Renato Cortéz Bezerra
Chefe Adjunto de Comunicação e Negócios



ISSN 0103-0205
Novembro, 2005

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa de Algodão

Documentos 139

Trialelo: Método para Determinação da Epistasia

Máira Milani

Campina Grande, PB.
2005

Exemplares desta publicação podem ser solicitados à:

Embrapa Algodão

Rua Osvaldo Cruz, 1143 – Centenário
Caixa Postal 174
CEP 58107-720 - Campina Grande, PB
Telefone: (83) 3315-4300
Fax: (83) 3315-4367
algodao@cnpa.embrapa.br
<http://www.cnpa.embrapa.br>

Comitê de Publicações

Presidente: Luiz Paulo de Carvalho

Secretária: Nívia Marta Soares Gomes

Membros: Cristina Schetino Bastos

Fábio Akiyoshi Suinaga

Francisco das Chagas Vidal Neto

Gilvan Barbosa Ferreira

José Américo Bordini do Amaral

José Wellington dos Santos

Nair Helena Arriel de Castro

Nelson Dias Suassuna

Supervisor Editorial: Nívia Marta Soares Gomes

Revisão de Texto: Máira Milani

Tratamento das ilustrações: Geraldo Fernandes de Sousa Filho

Capa: Flávio Tôres de Moura/Maurício José Rivero Wanderley

Editoração Eletrônica: Geraldo Fernandes de Sousa Filho

1ª Edição

1ª impressão (2005) 1.000 exemplares

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

EMBRAPA ALGODÃO (Campina Grande, PB).

Trialelo: Método para Determinação da Epistasia, por Máira Milani. Campina Grande, 2005.

21p. (Embrapa Algodão. Documentos, 139).

1.Genética Quantitativa. I. Milani, M. II. Título. III. Série.

CDD 575.1

Autor

Máira Milani

M.Sc. Engº Agrº, Embrapa Algodão, Rua Osvaldo Cruz, 1143, Centenário,
58107-720, Campina Grande, PB.

Apresentação

A agropecuária é uma das áreas que mais tem se beneficiado da evolução dos estudos genéticos, com o aumento de produtividade e a melhoria de características de interesse econômico e/ou nutricional. Os estudos genéticos básicos, como a determinação do tipo de herança envolvida em uma característica são essenciais, para esta evolução.

Esta publicação divulga uma metodologia simples para a determinação dos efeitos epistáticos em características de interesse econômico, contribuindo para aprimoramento das pesquisas em fitomelhoramento.

Robério Ferreira dos Santos
Chefe Geral da Embrapa Algodão

Sumário

Trialelo: Método para Determinação da Epistasia.....	11
Epistasia	11
Método para determinação da epistasia: Trialelo	12
Determinação da Epistasia com uso dos Trialelos.....	17
Referências Bibliográficas	19

Trialelo: Método para Determinação da Epistasia

Máira Milani

Epistasia

A maioria das características de interesse econômico apresenta segregação contínua, tais como produção, altura de planta e ciclo, sendo determinadas por vários genes e/ou muito influenciadas pelo ambiente. Para essas características e dependendo do ambiente um único genótipo pode ter vários fenótipos e um mesmo fenótipo pode estar associado a vários genótipos (HARTL, 1991). Os fenótipos observados são obtidos por mensurações, não havendo possibilidade de identificarem-se classes distintas, como no caso dos caracteres qualitativos, o que exige a utilização de metodologias biométricas apropriadas, as quais estão fundamentadas na utilização de estatísticas, tais como média, variância, covariância e correlação de caracteres (RAMALHO et al., 2000).

As metodologias utilizadas para estudo dos caracteres quantitativos resumem-se no uso dos componentes de médias e componentes de variância. A utilização da variância, uma estatística de segunda ordem, ao invés de médias, é preferida, porque esta última pode, algumas vezes, não representar realmente o que está ocorrendo. Utilizando-se as médias, o que se obtém no final é uma soma algébrica de cada um dos locos individualmente, e pode ocorrer, por exemplo, que os genes dominantes estejam presentes, mas atuando em sentidos opostos nos vários locos, o que resultaria em um efeito final nulo ou pequeno, resultando, evidentemente, em uma idéia errônea do que realmente ocorre. O uso da variância elimina esta desvantagem porque como os efeitos individuais de cada loco são elevados ao quadrado, não há possibilidade de se cancelarem. Além disso, a variância tem outras vantagens, como permitir obtenção de

estimativas de herdabilidade e predições do ganho esperado com a seleção, o que não é possível com médias (RAMALHO et al., 1993).

Os efeitos dos genes, para expressar os fenótipos, dependem de sua ação e de sua interação. Esta última pode ser dividida em interação alélica e não-alélica. Interação alélica é a ação combinada dos alelos de um mesmo gene e expressa os efeitos do vigor híbrido ou heterose. Já interação não-alélica é a ação combinada de alelos de genes diferentes. A epistasia é um tipo de interação não-alélica, na qual a expressão de um gene é inibida por outro (RAMALHO et al., 2000).

Na ausência de epistasia, o valor genotípico para todos os locos controlando uma característica é igual à soma dos valores genotípicos para os locos individuais. Quando a epistasia está presente, o valor genotípico para de um indivíduo não é estimado completamente pela soma dos valores genotípicos individuais (FEHR, 1991).

Existem três tipos de interações epistáticas: 1) tipo i, a qual pode ser denominada interação aditiva x aditiva (aa) ou homozigota x homozigota, e é muito importante no melhoramento de plantas autógamas; 2) tipo j, interação aditiva x dominante (ad) ou dominante x aditiva (da) e também pode ser denotada de homozigota x heterozigota ou heterozigota x homozigota, e que não é possível fixar com a seleção e 3) tipo l, interação dominante x dominante (dd) ou heterozigota x heterozigota, tendo sua maior importância na produção de híbridos. Nestas expressões, aditivo refere-se ao valor genético ("breeding value") e dominante, aos desvios de dominância. Para dois locos, aditivo x aditivo é a interação dos valores de melhoramento em ambos os locos, aditivo x dominante é a interação entre valores de melhoramento em um loco e desvios de dominância no outro, e dominante x dominante é a interação de desvios de dominância em ambos os locos. As interações epistáticas são dependentes dos efeitos médios dos genes e desvios de dominância nos locos individuais. Como resultado, são dependentes do grau médio de dominância e da frequência gênica na população (FEHR, 1991; RAMALHO et al., 1993).

Método para determinação da epistasia: Trialelo

Na maioria dos métodos utilizados para estimarem-se os componentes de variação genéticos e ambientais, assume-se que as interações não-alélicas

estejam ausentes, embora não se preveja um teste válido para esta pressuposição. Além de que as estimativas dos componentes de dominância invariavelmente estão associadas a um erro padrão maior do que os componentes aditivos (KEARSEY E JINKS, 1968).

Um método experimental desenvolvido para superar o segundo problema foi proposto por Comstock e Robinson (1952) e denominado Delineamento III, que permite a análise de gerações derivadas de cruzamentos aleatórios de F_2 proveniente de duas linhas puras e contrastantes. A análise trialélica é uma extensão deste delineamento na qual é possível não somente obter uma estimativa eficiente da variância devido à dominância como testar a presença de epistasia, por meio de cruzamentos aleatórios entre a geração F_2 e suas gerações antecessoras (KEARSEY E JINKS, 1968; JINKS et al., 1969). Isto ocorre porque há mais quadrados médios disponíveis na análise de variância, tornando possível estimar variâncias de pequena ordem (HALLAUER E MIRANDA FILHO, 1988).

A análise trialélica tem dois propósitos básicos (Rawlings e Cockerham, 1962), sendo o primeiro, contribuir para o entendimento da ação gênica na estrutura do híbrido triplo e o segundo, prognosticar quais parâmetros genéticos devem ser estimados e que hipóteses devem ser testadas. Apresenta como limitação, o número de linhagens que deve ser utilizado, pois se deve manter um número de híbridos triplos que possa ser manuseável. Também, presta-se para verificar

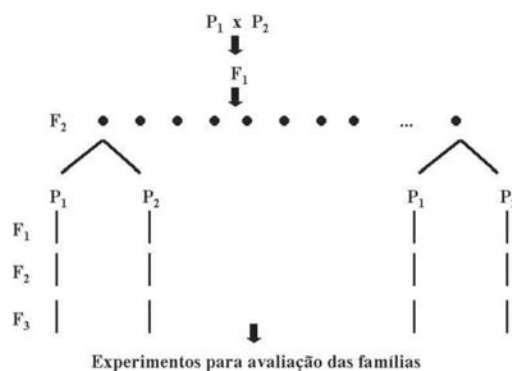


Fig. 1. Esquema de cruzamentos utilizado com o Delineamento III Fonte: Comstock e Robinson (1952).

falhas do modelo simples, estimar a interação genótipos x ambientes sem ambigüidade de respostas porque permite discriminar os efeitos da interação com os efeitos aditivos, dominantes e epistáticos (PERKINS E JINKS, 1970, 1971) e pode ser importante para detectar epistasia em alguns cruzamentos, mesmo que a epistasia não mostre significância na análise estatística (JINKS E PERKINS, 1970). Em um trabalho realizado com *Nicotiana rustica*, por JINKS et al. (1973), foi possível verificar que a epistasia pode ser relacionada ao cultivo em ambientes extremos com o uso da análise trialética.

No trialelo, uma amostra de genótipos de uma população é cruzada com 3 testadores, conforme Figura 2. Dois deles (L_1 e L_2) são linhas homozigóticas e o terceiro (L_3) é o F_1 entre L_1 e L_2 . As progênies do i -ésimo genótipo são denominadas por L_{1i} , L_{2i} e L_{3i} , respectivamente. Considerando 2 locos com 2 alelos, são possíveis 9 genótipos, cujos valores genotípicos esperados encontram-se na Tabela 1 (KEARSEY E JINKS, 1968).

Com $L_1 = AABB$ e $L_2 = aabb$, o valor do contraste ($L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$) para os cruzamentos com $AABB$ será explicado em detalhes. Os genótipos dos 3 cruzamentos serão, neste caso, $L_{1i} = AABB$, $L_{2i} = AaBb$ e $L_{3i} = \frac{1}{4} (AABB + AABb + AaBB + AaBb)$. Para os valores genotípicos esperados de L_{1i} , L_{2i} e L_{3i} , tem-se:

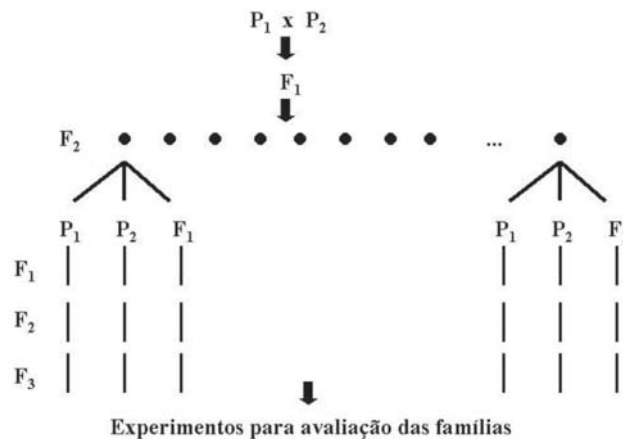


Fig. 2. Esquema de cruzamentos utilizado no trialelo.

Fonte: Kearsey e Jinks (1968).

Tabela 1: Valores genotípicos esperados para as famílias derivadas dos cruzamentos com cada um dos 9 possíveis genótipos

Genótipos	L ₁ (AABB)						L ₂ (aabb)						L ₃ (AaBb)								
	a _A	a _B	d _A	d _B	i	j	l	a _A	a _B	d _A	d _B	i	j	l	a _A	a _B	d _A	d _B	i	j	l
AABB	1	1	-	-	1	-	-	-	-	1	1	-	-	1	1/2	1/2	1/2	1/2	1/4	1/2	1/4
AABb	1	1/2	-	1/2	1/2	1/2	-	-	-1/2	1	1/2	-	-1/2	1/2	1/2	-	1/2	1/2	-	-	1/4
Aabb	1	-	-	1	-	1	-	-	-1	1	-	-	-1	-	1/2	-1/2	1/2	1/2	-1/4	1/4	1/4
AaBB	1/2	1	1/2	-	1/2	1/2	-	-1/2	-	1/2	1	-	-1/2	1/2	-	1/2	1/2	1/2	-	-	1/4
AaBb	1/2	1/2	1/2	1/2	1/4	1/2	1/4	-1/2	-1/2	1/2	1/2	1/4	-1/2	1/4	-	-	1/2	1/2	-	1/4	1/4
Aabb	1/2	-	1/2	1	-	1/2	1/2	-1/2	-1	1/2	-	1/2	-1/2	-	-	-1/2	1/2	1/2	-	-	1/4
aaBB	-	1	1	-	-	1	-	-1	-	-	1	-	-1	-	-1/2	1/2	1/2	1/2	1/4	-	1/4
aaBb	-	1/2	1	1/2	-	1/2	1/2	-1	-1/2	-	1/2	1/2	-1/2	-	-1/2	-	1/2	1/2	-	-	1/4
aabb	-	-	1	1	-	-	1	-1	-1	-	1	1	-	-	-1/2	-1/2	1/2	1/2	-1/4	-	1/4

a = aditivo; d = dominante; i = aa (aditivo x aditivo); j = ad + da (aditivo x dominante + dominante x aditivo) e l = dd (dominante x dominante)
L₁ = parental AABB; L₂ = parental aabb; L₃ = geração F₁

$$a_A + a_B + aa$$

$$d_A + d_B + dd$$

$$(a_A + d_A + a_B + d_B) + \frac{1}{2} (aa + ad + da + dd)$$

O valor esperado para o contraste ($L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$) será, portanto, $\frac{1}{2} (aa - ad - da + dd)$ e está livre dos efeitos aditivos e de dominância. O mesmo pode ser encontrado para os 8 genótipos restantes, conforme exposto na Tabela 2 (WRICKE E WEBER, 1986).

Se não forem verificados efeitos epistáticos, Kearsey e Jinks (1968) propõem que deve-se proceder à análise da soma ($L_{1i} + L_{2i}$) e da diferença ($L_{1i} - L_{2i}$). As variâncias para soma e para diferença são duas vezes maiores que os quadrados médios para genótipos e interações da análise de variância (Tabela 3). Considerando as freqüências alélicas p e q, nenhum componente de variância da população base pode ser estimado. Isto somente é possível no caso de dois alelos com freqüências iguais. Uma população que preenche esta condição é uma população F_2 derivada de um cruzamento de duas linhagens homozigóticas (WRICKE E WEBER, 1986). O componente aditivo para cada família será fornecido pela fonte de variação soma e o componente de dominância pela fonte da diferença.

Tabela 2. Valores genotípicos do contraste ($L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$), considerando a geração F_1 dos cruzamentos trialélicos, ($P_1 = AABB$ e $P_2 = aabb$).

Genótipo	Tipos de interações epistáticas			
	aa	ad	da	dd
AABB	0,50	-0,50	-0,50	0,50
AABb	0,50	0	-0,50	0
AAbb	0,50	0,50	-0,50	-0,50
AaBB	0,50	-0,50	0	0
AaBb	0,50	0	0	0
Aabb	0,50	0,50	0	0
aaBB	0,50	-0,50	0,50	-0,50
aaBb	0,50	0	0,50	0
aabb	0,50	0,50	0,50	0,50

aa = aditivo x aditivo; ad = aditivo x dominante; da = dominante x aditivo e dd = dominante x dominante

Tabela 3. Análise de variância para o cruzamento triplo na ausência de epistasia

Fonte de Variação	gl ¹	QM	E (QM)
Soma ($L_{1i} + L_{2i}$)	(n-1)	Q1	$\sigma_e^2 + 2r\sigma_{soma}^2$
Diferença ($L_{1i} - L_{2i}$)	(n-1)	Q2	$\sigma_e^2 + r\sigma_{diferença}^2$
Erro efetivo	rt - rb - t + 1	Q3	σ_e^2

¹n = número de famílias; r = número de repetições; t = número de tratamentos e b = número de blocos

Pelas esperanças dos quadrados médios, E(QM), podem-se calcular os parâmetros:

$$\sigma_e^2 = Q3 \qquad \sigma_{diferença}^2 = \frac{Q2 - Q3}{r} = \sigma_D^2 \qquad \sigma_{soma}^2 = \frac{Q1 - Q3}{2r} = \frac{1}{2}\sigma_A^2$$

Determinação da Epistasia com uso dos Trialelos

Alguns trabalhos foram realizados com o uso de análise de cruzamentos triplos (SINGH E SINGH, 1976; NANDA et al., 1982; VIRK et al., 1986; SUBBARAMAN E RANGASAMY, 1989; NANDA et al., 1989; SRINIVASAN E PONNUSWANY, 1993; WOLF E HALLAUER, 1997; ETA-NDU E OPENSHAW, 1999; UPADHYAYA E NIGAM, 1998 e 1999) e existe grande divergência quanto à importância da estimativa da epistasia. Esta variação ocorreu devido ao tipo de genitores utilizados nos cruzamentos, a geração avaliada, a espécie utilizada, número de locais avaliados, interação genótipos x ambientes e até mesmo com as mesmas condições e cultivares diferentes.

Estudando cruzamentos triplos em trigo, Singh e Singh (1976) verificaram que os resultados da análise realizada revelaram que o componente devido à epistasia foi importante para altura de planta, comprimento de espiga, número de espiguetas por espiga, número de grãos por espiga e produção por planta. Porém, Nanda et al. (1982) utilizando cultivares diferentes como parentais e avaliando as mesmas características, não verificaram a presença de epistasia. Ainda com trigo, Nanda et al. (1989) observaram a existência de epistasia do aditiva x aditiva para produção, número de grãos por espiga e índice de colheita.

Avaliando o cruzamento triplo de 20 famílias F_7 com a geração F_2 do mesmo cruzamento, em ervilha, Virk et al. (1986), verificaram que o componente devido

à epistasia não mostrou-se importante para explicar os resultados e que para isso o componente devido à dominância foi fundamental.

Em arroz, Subbaraman e Rangasamy (1989), verificaram a presença da epistasia para a maioria dos caracteres estudados, exceto peso de 100 grãos, para o qual, também, não ocorreu presença de epistasia dos tipos i, j e l. Porém, esses efeitos podem estar confundidos com efeitos ambientais, pois a análise foi realizada apenas em um local e uma safra.

Em soja, Hanson e Weber (1962) e Hanson et al. (1967) verificaram que aproximadamente 70% da variação genética da produtividade de grãos pode ser atribuída à epistasia.

Em milho, os melhoristas vêm obtendo sucesso explorando a heterose do híbrido em cruzamentos de linhas puras em que os efeitos epistáticos podem contribuir para a expressão da heterose. Para testar esta hipótese, Wolf e Hallauer (1997) realizaram o cruzamento das linhagens B73 x Mo17, obtendo F_1 e F_2 , e utilizaram o cruzamento triplo entre F_2 , os parentais e F_1 . Verificaram que os efeitos epistáticos foram significativos para comprimento de espiga, número de fileiras de grãos na espiga, altura de espiga e florescimento e que a presença da epistasia pode ter contribuído para a manifestação da heterose. Utilizando esta mesma metodologia, Eta-Ndu e Openshaw (1999) obtiveram resultados semelhantes para produção.

A epistasia afetou o comportamento de 8 em 11 características estudadas em amendoim por Upadhyaya e Nigam (1998, 1999), e houve maior interação entre epistasia e ambientes do que destes com efeitos aditivos e de dominância. Entre estas características estão conteúdo e qualidade de óleo, sempre utilizadas como parâmetros em programas de melhoramento desta cultura. Assim, os autores sugerem que a presença de epistasia seja considerada na escolha do método de melhoramento a ser utilizado.

Khattak et al., (2002) utilizaram uma modificação do método proposto por Kearsey e Jinks (1968). Eles cruzaram as gerações parentais e F_1 com 9 variedades de *Vigna radiata* e verificaram que a partição da epistasia total indicou que a interação aditiva x aditiva (tipo i) foi importante para altura de planta, em vários estádios de desenvolvimento da cultura, enquanto que para as características ligadas a maturação dos frutos e precocidade, os efeitos das interações aditiva x dominante e dominante x dominante foram mais importantes.

Referências Bibliográficas

- ETA-NDU, J. T.; OPENSHAW, S. J. Epistasis for grain yield in two F_2 populations of maize. **Crop Science**, v. 6, p. 275-280, 1999.
- FEHR, W. R. **Principles of cultivar development: theory and technique**. Ames: Iowa State University Press, 1991. v. 1, 536 p.
- HALLAUER, J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2 ed. Ames: Iowa State University Press, 1988. 468 p.
- HANSON, W. D.; PROBST, A. H.; CALDWELL, B. E. Evaluation of a population of soybean genotypes with implications for improving self-pollinated crops. **Crop Science**, v. 7, p. 99-103, 1967.
- HANSON, W. D.; WEBER, C. R. Analysis of genetic variability from generations of plant progeny line in soybeans. **Crop Science**, v. 2, p. 63-67, 1962.
- HARTL, D. L. **Basic genetics**. 2 ed., Boston: Jones and Bartlett, 1991. 509 p.
- JINKS, J. L.; PERKINS, J. M.; BREESE, E. L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits: II. Application to inbred lines. **Heredity**, v. 24, p. 45-57, 1969.
- JINKS, J. L.; PERKINS, J. M.; POONI, H. S. The incidence of epistasis in normal and extreme environments. **Heredity**, v. 31, n. 2, p. 263-269, 1973.
- JINKS, J. L.; PERKINS, J. M. A general method for the detection of additive, dominance and epistatic components of variation: III. F_2 and backcross populations. **Heredity**, v. 25, p. 419-429, 1970.
- KHATTAK, G.S.S.; HAQ, M.A.; ASHARAF, M.; HASSAN, S. Detection of epistasis, and estimation of additive and dominance components of genetic variation for determinate growth habit in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). **Journal of Genetics and Breeding**, v. 56, p. 1-7, 2002.
- KEARSEY, M. J.; JINKS, J. L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. **Heredity**, v. 23, p. 403-409, 1968.

NANDA, G.S.; SINGH, G.; CHAND, K. Detection of components of genetic variation and prediction of the frequencies of transgressive in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Genetics and Breeding**, v. 44, p. 63-66, 1989.

NANDA, G. S.; SINGH, S. P.; GILL, K. S. Epistatic, additive and dominance variation in triple test cross of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 62, p. 49-52, 1982.

PASTOR-CORRALES, M. A.; JARA, C. A. La evolución de *Phaeoisariopsis griseola* com el frijol común em América Latina. **Fitopatologia Colombiana**, v. 19, p. 15-22, 1995.

PERKINS, J. M.; JINKS, J. L. Detection and estimation of genotype-environmental, linkage and epistatic components of variation for a metrical trait. **Heredity**, v. 25, n. 2, p. 157-177, 1970

PERKINS, J. M.; JINKS, J. L. Analysis of genotype x environment interaction in triple test cross data. **Heredity**, v. 26, p. 203-209, 1971.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. A. B. P. **Genética na agropecuária**.Lavras: Editora UFLA, 2000. 404 p.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; ZIMMERMANN, M. J. O. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia: UFG, 1993. 271 p.

RAWLINGS, J. O.; COCKERHAM, C. C. Trialallel analysis. **Crop Science**, v. 2, p. 228-231, 1962.

SINGH, S. P.; SINGH, R. B. Triple test cross analysis in two wheat crosses. **Heredity**, v. 37, p. 173-177, 1976.

SRINIVASAN, M. R.; PONNUSWANY, K. N. Estimation of variance components based on trialallel mating design. **Theoretical Applied Genetics**, v. 85, p. 593-597, 1993.

SUBBARAMAN, N.; RANGASAMY, S. R. S. Triple test cross analysis in rice. **Euphytica**, v. 42, p. 35-40, 1989.

UPADHYAYA, H. D.; NIGAM, S. N. Epistasis for vegetative and reproductive traits in peanut. **Crop Science**, v. 38, p. 44-49, 1998.

UPADHYAYA, H. D.; NIGAM, S. N. Detection of epistasis for protein and oil quality parameters in peanut. **Crop Science**, v. 39, p. 115-118, 1999.

VIRK, D. S.; MULTANI, D. S.; S.; VIRK, P. S.; VERMA, M. M.; SINGH, N. B. Triple testcross analysis of F_2 and irradiated F_2 -derived lines of *Pisum sativum* L. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, v. 28, p. 732-734, 1986.

WRICKE, G.; WEBER, W.E. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. New York: de Gruyter, 1986. 406 p.

WOLF, D. P.; HALLAUER, A. R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. **Crop Science**, v. 37, p. 763-770, 1997.



**Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento**

